

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ СОЦИАЛЬНОГО ОБУЧЕНИЯ У ЖИВОТНЫХ

Опубликовано: Журн. общ. биол. 2004. Т. 65, №2. С. 136–152.

Институт систематики и экологии животных СО РАН; Новосибирский государственный университет.

630091, Новосибирск, Фрунзе, 11, ИСиЭЖ СО РАН, e-mail: rezzhan@fen.nsu.ru, URL: www.reznikova.net

«Социальное обучение» (social learning) – собирательный термин, который в последние два десятилетия интенсивно используется в этологии по отношению к способностям животных приобретать опыт, так или иначе связанный с взаимодействием с другими особями. Социальное обучение включает разные формы поведения, от сравнительно простых, таких как «социальное облегчение» (склонность к выполнению определенных действий лишь в присутствии конспецификов) до столь сложных как «инструктирование», нередко лежащее в основе формирования «культурных традиций» в группировках животных. Важная роль этих форм поведения в системе адаптаций давно осознавалась зоопсихологами, экологами и эволюционистами (Вагнер, 1913; Северцов, 1922; Наумов 1948, 1973; Мантейфель 1970; Фабри, 1976; Krebs, Davies, 1978). В последние годы в данной области накоплен большой массив новых экспериментальных данных, и в то же время проявились методологические и терминологические противоречия.

Автору пришлось столкнуться с ними, принимая участие в подготовке и проведении симпозиума «Social learning» в рамках 27-й Этологической конференции (Reznikova, 2001).

Цель данного обзора – анализ и обсуждение разных форм и уровней сложности социального обучения. В конкретные задачи входит соотнесение между собой современных англоязычных и русскоязычных терминов, а также выявление универсальных экспериментальных подходов, дающих возможность сопоставить проявления социального обучения у разных видов.

Известный канадский натуралист и писатель Э. Сетон-Томпсон еще в конце 19-го века отмечал, что у животных есть три источника знания то, что они унаследовали от предков, то, чему научились сами, и то, что усвоили от своих сородичей. Эта естественная формулировка используется до сих пор. Целый ряд жизненно важных сведений, таких, как состав пищи и пути ее добывания, устройство жилищ и убежищ, облик полового партнера, способы взаимодействия с животными других видов, которые могут играть различные функциональные роли (враги, конкуренты, хищники, жертвы, симбионты) – все это в той или иной мере может быть усвоено животным от других особей своего вида. В то же время практически каждая из перечисленных жизненных задач может быть решена и за счет развертывания наследственно обусловленных программ. Обучение у других особей может сделать поведение более гибким и приспособленным к конкретным

Ж.И. Резникова

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ
АНАЛИЗ РАЗЛИЧНЫХ
ФОРМ СОЦИАЛЬНОГО
ОБУЧЕНИЯ У
ЖИВОТНЫХ**

Опубликовано: Журн. общ. биол.
2004. Т. 65, №2. С. 136–152.

Институт систематики и
экологии животных СО РАН;
Новосибирский государственный
университет.

630091, Новосибирск, Фрунзе,
11, ИСиЭЖ СО РАН, e-mail:

rezzhan@fen.nsu.ru,
www.reznikova.net

URL:

«Социальное обучение» (social learning) – собирательный термин, который в последние два десятилетия интенсивно используется в этологии по отношению к способностям животных приобретать опыт, так или иначе связанный с взаимодействием с другими особями. Социальное обучение включает разные формы поведения, от сравнительно простых, таких как «социальное облегчение» (склонность к выполнению определенных действий лишь в присутствии конспецификов) до

столь сложных как «инструктирование», нередко лежащее в основе формирования «культурных традиций» в группировках животных. Важная роль этих форм поведения в системе адаптаций давно осознавалась зоопсихологами, экологами и эволюционистами (Вагнер, 1913; Северцов, 1922; Наумов 1948, 1973; Мантейфель 1970; Фабри, 1976; Krebs, Davies, 1978). В последние годы в данной области накоплен большой массив новых экспериментальных данных, и в то же время проявились

методологические и терминологические противоречия.

Автору пришлось столкнуться с ними, принимая участие в подготовке и проведении симпозиума «Social learning» в рамках 27-й Этологической конференции (Reznikova, 2001).

Цель данного обзора – анализ и обсуждение разных форм и уровней сложности социального обучения. В конкретные задачи входит соотнесение между собой современных англоязычных и русскоязычных терминов, а также выявление универсальных экспериментальных подходов,

дающих возможность сопоставить проявления социального обучения у разных видов.

Известный канадский натуралист и писатель Э. Сетон-Томпсон еще в конце 19-го века отмечал, что у животных есть три источника знания: то, что они унаследовали от предков, то, чему научились сами, и то, что усвоили от своих сородичей. Эта естественная формулировка используется до сих пор. Целый ряд жизненно важных сведений, таких, как состав пищи и пути ее добывания, устройство жилищ и убежищ, облик полового партнера, способы взаимодействия с

животными других видов, которые могут играть различные функциональные роли (враги, конкуренты, хищники, жертвы, симбионты) – все это в той или иной мере может быть усвоено животным от других особей своего вида. В то же время практически каждая из перечисленных жизненных задач может быть решена и за счет развертывания наследственно обусловленных программ. Обучение у других особей может сделать поведение более гибким и приспособленным к конкретным условиям. Однако если мы хотим выяснить, какое место эта

составляющая занимает в поведенческом репертуаре исследуемого вида, это не может быть достигнуто умозрительно и всегда потребует специальных, чаще всего экспериментальных, исследований.

Новые знания о высших психических функциях животных — особенно в последние два десятилетия — породили и новую волну интереса к такому явлению как социальное обучение и тенденцию объяснять наблюдаемые явления с привлечением когнитивных процессов. Действительно, даже реакция на

специфические позы других животных – не такая простая форма активности как может показаться на первый взгляд: необходимо в прямом смысле слова сопоставить свою точку зрения с чужой, основываясь на понимании того, что кому видно из какого положения тела. Значительно более сложным процессом является транспонирование поведенческих последовательностей. Изучение социального обучения находится в сфере интересов не только этологии, но и других областей естественных наук. С точки зрения эволюционной экологии, речь идет об адаптивных

возможностях популяций в
меняющейся среде. Для познания
эволюционных истоков психики
человека важно знать природу
исходного материала, из которого
формируется культурное поведение.
Изучение имитационного поведения
актуально и для робототехники, в
связи с созданием роботов, которые
могут имитировать действия себе
подобных. Следует отметить, что в
сфере внимания зарубежных
этологов находятся главным образом
когнитивные аспекты социального
обучения, тогда как работы
российских исследователей
посвящены в основном

популяционным аспектам этих форм поведения (Шилов, 1977; Панов, 1983; Захаров 1991; Иваницкий, 1997; Смирин, Шилова, 1989; Осипова, Сербенюк, 1998; Рожнов, 1998; Щипанов, 2000; Баскин, Скогланд, 2001). Синтез этих направлений – задача новых поколений экологов, этологов и эволюционистов.

Терминология и краткое описание разных форм социального обучения

«Social learning» – сравнительно молодой термин, давший название целому направлению этологии и

объединяющий ситуации, когда поведение, или само присутствие, или продукты поведения одного организма оказывают воздействие на обучение другого (Heyes, 1994). Этот термин вытесняет употреблявшиеся ранее «имитационное обучение» (imitation learning), «обучение по наблюдению» (observational learning) и некоторые другие. Парные термины «социальное и индивидуальное обучение» также вошли в научный обиход. Первый употребляется тогда, когда речи идет об обучении одного организма при посредстве другого, второй — в ситуациях, когда приобретение

опыта носит сугубо индивидуальный характер, вне влияния других животных. Многие этологи рассматривают в качестве составляющих социального обучения также и такие формы поведения животных как проявление *социального влияния* (английский термин contagion можно перевести также как «заразительное поведение») и *социального облегчения* – social facilitation, social release (Zajonc, 1965; Гольцман, 1983). В последнем случае речь идет о том, что в присутствии сородичей животные проявляют различные реакции (пищевые, оборонительные,

поисковые) с большей вероятностью (легкостью), чем в одиночку. Под социальным влиянием имеются в виду более или менее согласованные моторные реакции как в сообществах, так и в случайных группировках животных. Примером могут служить коллективные тревожные реакции в стаях рыб, птиц, копытных животных, «заразительное» бегство, а также «моббинг» («отпугивание толпой») – совместные агрессивные выпады потенциальных жертв в сторону хищника, приводящие, как правило, к его бегству.

Одной из несложных форм социального обучения является *расширение стимулирования* (stimulus enhancement): присутствие одного индивидуума привлекает внимание другого к какому-либо объекту или к части этого объекта и тем самым облегчает освоение данного объекта. Различают *генерализованное* расширение стимулирования (внимание привлечено к объекту в целом) и *локализованное* — внимание направлено на функциональную часть объекта. Зеркальным явлением можно считать *облегчение ответа* (stimulus facilitation): наблюдения за

действиями сородича приводят к более вероятному и сходным образом выраженному ответу на тот же действующий стимул (Spence, 1937; Thorpe, 1956). Более сложным является *соревновательное обучение* (emulation). Для краткости мы будем употреблять кальку с английского: *эмуляция*. Этот термин введен Томазелло (Tomasello, 1990) для обозначения ситуации, когда наблюдения за действиями сородича побуждают наблюдателя также действовать в этом направлении, но при этом цель может достигаться разными способами. В экспериментах Томазелло шимпанзе

были обучены подгрести с помощью лопаточки кусочки лакомства и отправлять их в корзинку через отверстия в контейнере. Наблюдая за их действиями, нетренированные шимпанзе также достигали успеха, тогда как самостоятельно ни разу не смогли решить задачу. Если бы шимпанзе в точности копировали действия демонстраторов, им легче было бы достичь успеха, но в реальной ситуации они достигали цели различными, чаще всего окольными путями. Наблюдения за обученными конспецификами помогли обезьянам постичь возможности инструмента, который

им дали для использования. Феномен эмуляции в последние годы привлекается к объяснению многих ситуаций социального обучения, которые наблюдались ранее, но не были должным образом «расшифрованы».

Наиболее сложной формой социального обучения является *имитация* (поведение «делай как я» – Thorndike, 1911). Этологи называют имитацией точное повторение действий демонстратора на основе подражательного научения. В простых случаях повторяется одно действие, в более сложных – последовательность действий

(Caldwell, Whitten, 2002). Сложные случаи соответствуют понятию «*истинное подражание*» (Thorpe, 1956).

Нередко встречаются феноменологические описания ситуаций, когда животное – зритель способно оценить действие актера – демонстратора и применить его на своем опыте. В русскоязычной литературе говорят о *целевом подражании* или *дистанционном обучении* (Фабри, 1965; Гольцман, 1983; Мешкова, Федорович, 1996), в англоязычной – о *подражательном* или *имитационном* научении. Анализ конкретных ситуаций с

позиций современной терминологии показывает, что речь чаще всего идет о проявлениях эмуляции.

Во всех ситуациях, связанных с социальным обучением, животных, которые вольно или невольно являются для других *информаторами*, называют «*демонстраторами*», «*моделями*», «*актерами*», «*операторами*», а тех, кто воспринимает информацию, — «*наблюдателями*», «*зрителями*», «*реципиентами*».

«Изобретенные», ранее не применявшиеся в популяции формы поведения, называют *инновациями*. Если инновации распространяются в

популяции и удерживаются в ней длительное время, передаваясь из поколения в поколение в виде освоенных навыков, есть основания говорить о *культурных традициях*. Передачу информации от одного поколения к другому негенетическим путем называют *культурной преемственностью* (Hind, Fisher, 1951), *сигнальной наследственностью* (Лобашев, 1961) или *социальной передачей информации* (Galef, 1992). Самой сложной формой сигнальной наследственности является *активное инструктирование* (teaching, tutoring), характерное для видов,

высоко развитых в психическом и социальном плане. Эта форма поведения определяется следующим образом: «индивидуум – инструктор А предположительно обучает другого индивидуума В, если А изменяет свое поведение только в присутствии В, затрачивая на это дополнительную энергию или, по крайней мере, не получая никакой выгоды. Поведение А, таким образом, воздействует на поведение В, поощряя, побуждая или наказывая его, демонстрируя примеры и изменяя его жизненный опыт, знания и умения. В результате В овладевает определенными знаниями и (или) умениями в более

раннем возрасте или более эффективно, чем в том случае, если бы его не обучали «(Caro, Hauser, 1992). Активное инструктирование не является обязательным условием для распространения культурных традиций в популяциях. «Наивные» наблюдатели могут воспринимать и воспроизводить приводящие к успеху поведенческие модели самостоятельно, без специального обучения со стороны невольных демонстраторов, а те, в свою очередь, могут воспроизводить собственные инновации независимо от того, наблюдают за ними или нет.

Феноменология дистанционного обучения

В ряде экспериментов и наблюдений были получены результаты, касающиеся способностей животных усваивать новые формы поведения, наблюдая за сородичами. Например, крысы должны были научиться нажимать на педаль, а затем бежать в другой отсек за пищевым подкреплением. В первой серии опытов зрители видели актеров, не имея возможности сразу повторить их действия. Во второй серии зрители могли бегать

параллельно актерам, хотя их камера была без педали и они не получали подкрепления. Оказалось, что зрители, имеющие возможность хотя бы частично повторять действия актера, обучаются лучше, чем не имеющие такой возможности (Oldfield-Vox, 1970). В другой серии экспериментов капюшонные крысы и золотистые хомяки должны были опускать с помощью вращения барабана коробочку с пищевым подкреплением. Зрители наблюдали действия актеров, находясь за прозрачной перегородкой. Оказалось, что крысы, в отличие от хомяков, внимательно наблюдали за

действием актеров и обучались в 1,5 раза быстрее. Их действия носили «правильный» характер с первого же предъявления барабана: они не грызли его, не ощупывали вибриссами, не обнюхивали, а сразу начинали вращать передними лапами (Фабри, Филиппова, 1982). Мышата, находящиеся вместе со взрослым зверьком-актером, умеющим открывать при помощи вращения дверцу, ведущую к кормушке, обучались гораздо быстрее мышат из контрольной группы, а также тех, кто находился со взрослым зверьком, но не умеющим решать задачу (Valsecchi et al., 1989). Было также установлено,

что мыши-зрители в два с лишним
раза быстрее обучаются доставать
корм путем открывания крышки
определенного цвета (черного или
белого), если они наблюдают за
действиями демонстраторов.
Скорость обучения возрастает, если
зритель не только видит решение
задачи, но и имеет возможность
подбирать кусочки корма (Мешкова,
Федорович, 1996). Серые крысы
обучались выкапывать кусочки пищи,
наблюдая за тем, как это делают их
сородичи (Laland, Plotkin, 1990).
Многолетние опыты с этим видом
позволяют полагать, что крысы
способны на основе визуальных

наблюдений за конспецификами транспонировать их действия по отношению к себе и повторить после отсрочки (Heyes, 1994). Молодые золотистые хомячки путем подражания выучивались доставать пищу, подвешенную на конце раскачивающейся цепочки, используя передние лапы и зубы (Previde, Poli, 1996). В опытах В.Я. Кряжева (1940) освоение навыка добывания пищи с помощью крючка происходило у низших обезьян за 30-40 проб, если они обучались «с нуля», и за 2-3 пробы, если они наблюдали за действиями актеров. Было отмечено, что у макак-резусов обучение

происходит успешнее, если они наблюдают не только за успехами, но и за ошибками обезьян-актеров при обучении (Darby, Riopell, 1959). Л.А. Фирсов (1972) провел множество опытов с шимпанзе, которые справлялись со сложными задачами открывания запоров и доставания пищи, наблюдая за действиями сородичей.

Примеры усвоения сложных моделей поведения путем наблюдений за действиями особей не своего, а других видов, немногочисленны. Так, А.Н. Промптов (1940) замечал, что молодые канарейки, не умеющие

добывать семена из китайской капусты, научились этому у щеглов; синицы подражают чечеткам в расклевывании березовых сережек и выигрывают при этом, так как способ, применяемый чечетками, более экономичен; некоторые члены многовидовых зимних стай птиц подражают дятлам в их манере обращения с трещинами в стволах и сучьях.

Автором было обнаружено межвидовое дистанционное обучение у муравьев, ранее неизвестное для насекомых (Резникова, 1975, 1983, Reznikova, 1982, 2001). В один из

секторов несложной
экспериментальной установки,
названной «сектороидом», помещали
кусочки приманки, и затем
сравнивали скорость обучения при
отыскивании пищи у фуражиров
прыткого степного муравья, которые
выступали в роли актеров, и у особей
лугового муравья (зрителей).
Эксперименты проводились в
естественных условиях на кормовом
участке лугового муравья. Оказалось,
что фуражиры прыткого степного
муравья уже через 10 мин. после
начала наблюдений находили
приманку и быстро ее растаскивали.
Напротив, особи лугового муравья до

двух часов блуждали по секторам и лишь случайно натыкались на пищу. В дальнейшем их поиски упорядочивались, но число ошибок оставалось значительным. Если же они имели возможность контакта с «видом-разведчиком», то вначале вообще не трогали приманку, позволяя ее растаскивать фуражирам прыткого степного муравья и наблюдая за действиями особей вида-разведчика. Затем они отгоняли их и начинали растаскивать приманку сами. Так было показано, что муравьи способны перенимать рациональный путь к пище путем

межвидового дистанционного обучения.

Экологические аспекты социального обучения

Социальное обучение играет заметную роль в таких важных аспектах естественной жизни животных как выбор диеты, избегание хищников, выбор полового партнера.

При выборе пищи действуют такие составляющие поведения как врожденное узнавание объектов видотипического поведения, критический (чувствительный) период, ассоциативное обучение и,

наконец, подражание взрослым особям. Последняя компонента нередко весьма причудливо сочетается с другими составляющими поведения. Например, для вышедшего из яйца цыпленка узнавание пищи и последующее развитие пищевого поведения основано на действии критического периода, ассоциативного обучения с длительной отсрочкой и подкреплении реакций клевания (Sherwin et al., 2002). В дальнейшем включаются и механизмы подражания, в которых основную роль играют визуальные стимулы.

Так, однодневные цыплята, которым демонстрировали «поведение» нарисованных стрелок, совершающих клевательные движения по направлению к цветным кнопкам, в дальнейшем предпочитали пищу, окрашенную в тот же цвет, что и кнопки, «съедобные» для стрелок (Suboski, Bartashunas, 1984). Дрозды, которым демонстрировали сородичей, клюющих пищу определенного цвета, выбирали в дальнейшем пищевые единицы, окрашенные в тот же цвет (Mason, 1988). Для млекопитающих значительную роль в выборе будущей диеты играет запах материнского

молока и материнских экскрементов. Особенности материнского молока позволяют молодым животным узнать, чем питается мать, и формируют вкусовые предпочтения. Кроме того, подрастающие детеныши обычно каждый вид твердой пищи пробуют в присутствии взрослых и едят то же, что и они (Galef, Giraldeau, 2001).

Взаимодействие социального и индивидуального опыта детально проанализировано на примере развития пищевых предпочтений у крыс. У них резко выражена неофобия и в то же время они предрасположены к чрезвычайно

быстрому образованию ассоциаций, связанных с вкусом пищи. Им хватает одного сочетания стимулов для того, чтобы всю оставшуюся жизнь избегать приманок с характерным вкусом (Rozin, Kalat, 1971; Котенкова и др., 1989). Неофобия позволяет крысам избежать многих опасностей, но она же мешает им оперативно осваивать новые источники пищи. Здесь на помощь приходит социальное обучение и способность к формированию отсроченных реакций на вкус и запах новой пищи. Это показано в серии экспериментов Галефа (Galef, 1988), в которых участвовали крысы-демонстраторы и

наблюдатели. В одном из опытов демонстратору скармливали пищу с характерным запахом (корица, какао) и затем помещали на полчаса в одну клетку с наблюдателем, которому таким образом предоставлялась возможность впервые ознакомиться с новыми запахами путем обнюхивания и облизывания демонстратора. Когда наблюдателю затем предлагали на выбор ранее не опробованную пищу с разными запахами, он уверенно выбирал тот запах, с которым познакомился при контакте с сородичем. Этот эффект сохранялся в течение 12 ч. Оказалось, что демонстратору не

обязательно проявлять активность при контакте с наблюдателем, он может играть свою роль даже во сне. В одном из опытов в емкость с наблюдателем помещалась проволочная корзинка с анестезированной крысой-демонстратором, на морду которой (в одной из серий — на зубы) наносилась пища с характерным запахом. Прикосновений к губам спящего сородича было достаточно для того, чтобы ранее незнакомый для наблюдателя запах в дальнейшем распознавался как безопасный. Опыты, в которых спящая крыса помещалась хвостом вперед, и следы

новой пищи наносились на хвост, а также когда пищу наносили на ватку вместо крысы, показали, что необходимым условием для принятия решения о безопасности приманки должно быть свидетельство того, что сородич не просто бежал мимо и задел пищу хвостом, а брал ее в рот и не погиб.

Передачу информации в колонии крыс о новой и безопасной пище представить себе легче, чем распространение сведений об отравленной приманке, так как животные, наученные своим истинно горьким опытом, в дальнейшем просто избегают опасного запаха.

Однако именно в таких случаях создаются интересные ситуации активного обучения. Наблюдались случаи, когда взрослые крысы не подпускали крысят к опасным предметам, закрывая своим телом выход из норы, возле которой была положена отравленная приманка, или энергично отталкивая молодую крысу от опасной ловушки (Соколов, Карасева, 1985).

Формирование предпочтения определенной пищи и отвращения к ней — это различные процессы, и соответственно, различна бывает и роль социального обучения. В экспериментальных исследованиях

больше получено данных о роли подражательных реакций при выборе новой съедобной пищи, чем при избегании несъедобной. Для принятия решения о потенциальной съедобности или несъедобности объекта для животного, наблюдающего за пищевым поведением сородича, имеют значение такие факторы как физиологическая зрелость наблюдателя, его пищевая мотивация, степень знакомства с демонстратором и в некоторых случаях социальный статус демонстратора, а также выраженность его энтузиазма по

отношению к потребляемой им на глазах у наблюдателя пище. Немаловажное значение имеет наличие у исследуемого вида врожденной склонности к формированию связей между определенными стимулами.

Хотя для животных было бы весьма полезным приобретение отвращения к несъедобной пище не с помощью собственного опыта, а путем наблюдения за тем, как сородичи мучаются от рвоты и трут лапами морду или клюв, попробовав пищевые единицы определенного вида и запаха, исследования, проведенные на ряде видов,

показали, что многие полагаются только на собственные ощущения. Это, в частности, было продемонстрировано для макак и капуцинов (Visalberghi, Addessi, 2000). У домашних кур подражательные реакции играют роль в избегании опасной пищи лишь на ранних стадиях формирования диеты. Цыплята избегают пищевых единиц характерного вида (например, окрашенных экспериментаторами в соответствующие цвета), если эта пища вызывала реакции отвращения у конспецификов разного возраста. Взрослые же куры выбирают пищу

вне зависимости от наблюдений за сородичами. Отмечена интересная деталь, которая позволяет разложить поведение птиц-наблюдателей на составляющие. Реакции болезни и отвращения других особей не влияют на решимость кур попробовать пищу, однако, наблюдения за демонстраторами, которые стоят рядом с окрашенной пищей и не пытаются ее клевать, приводят их к «выводу», о том, что такая пища несъедобна (Sherwin et al., 2002). Куры как бы руководствуются следующим правилом: если сородичи клюют данные предметы, значит, эти предметы являются

пищей, и ее в любом случае стоит попробовать. Если они не клюют, значит, эти предметы не являются пищевыми единицами. Подобные наблюдения помогают объяснить результаты, полученные Галефом на серых крысах (Galef, 1988). Крысы, наблюдавшие за мучениями сородичей, съевших болезнетворную приманку, пробовали ее даже более охотно, чем члены той группы, которая действовала самостоятельно.

Роль социального опыта в формировании пищевых предпочтений была продемонстрирована во многих экспериментах. Переводя их

результаты в бытовую плоскость, можно сказать, что «принимая решения» о том, что *можно* есть, животные в большей степени полагаются на социальный опыт, чем решая, какую пищу есть *нельзя* . Даже если они были на собственном опыте научены избегать определенных (скажем, окрашенных) пищевых единиц, вид сородичей, с аппетитом потребляющими подозрительную пищу, вынуждает наблюдателей попробовать ее еще раз. К такому «решению» животные приходят тем скорее, чем с большим энтузиазмом демонстраторы клюют или жуют скомпрометировавшие

себя пищевые единицы. Энтузиазм в опытах регулировали с помощью вкуса предлагаемой пищи, а измеряли, регистрируя соответствующие пищевые движения (например, у птиц – количество клевков). Данная закономерность была наиболее четко выявлена на крысах и взрослых курах (Noble et al., 1999; Sherwin et al., 2002).

Лишь небольшое число работ посвящено роли социального обучения в формировании поведения, не связанного с добыванием пищи. В частности, известно, что у многих животных боязнь хищников не является

врожденной, а развивается вследствие социального взаимодействия с сородичами или, по крайней мере, дополняется за счет обучения. Так, было показано, что если рыбы-зрители наблюдают за оборонительным поведением рыб-актеров, у них образуются стойкие подражательные реакции (Мантейфель, 1970). Интересные данные получены в этом плане для низших обезьян. Когда взрослые макаки в естественных условиях встречаются со змеей, они демонстрируют драматические реакции, напоминающие преувеличенный наигрыш актеров в

немых фильмах: лицо выражает ужас, рот разевается в крике, и животное в панике устремляется прочь. Однако обезьяны, воспитанные в неволе, равнодушны к змеям.

Реакция страха не является врожденной, а воспитывается путем подражания. Это было выяснено в опытах на макаках резусах. Лабораторные обезьяны приобретают устойчивый страх, сохраняющийся годами, если им дать возможность наблюдать за реакцией особи—актера, и более того, особи-киноактера. Наблюдая видеозапись с сородичами, боящимися змей,

обезьяны также обучались их бояться (Mineka, Cook, 1988). Однако дело обстоит не так просто. В своих опытах экспериментаторы отредактировали видеозапись, и получилось, что в одних случаях животные наблюдали за конспецификами, которые шарахались от боа-констриктора, а в других – от ярко окрашенного цветка на длинном стебле. Оказалось, что обезьяны, несмотря на трагическую мимику и вопли сородичей, «боящихся» цветов, оставались к этим объектам вполне равнодушными, тогда как змея после просмотра фильма исправно

повергала их в панику. Это говорит о наследственной предрасположенности обезьян легко связывать одни стимулы с реакцией страха и совсем не связывать с этой реакцией другие стимулы. В естественных условиях такая предрасположенность облегчает быстрое распространение видотипических стереотипов поведения в популяции.

Социальное обучение может играть определенную роль и при выборе полового партнера. Самки могут ориентироваться на реакции себе подобных, как бы руководствуясь правилом: если этот

самец подошел для соседки, он хорош и для меня. Однако они делают это осмотнительно, сообразовываясь с вторичными половыми признаками самца. Это экспериментально показано для рыбок гуппи (Dugatkin, 1996). Самкам предлагали на выбор по два самца попарно. Было выяснено, что на выбор влияют два фактора: степень окрашенности самца (большая площадь хвоста и плавников, занятая оранжевым) и результаты предварительных наблюдений за тем, как он спаривается с другими самками. Оказалось, что если самцы

различаются по окраске незначительно (4-24%), то самки отдают предпочтение тем, кого они наблюдали «в деле». Если разница в окраске более 40%, то выбор падает на более оранжевых, даже если бледно окрашенные самцы наблюдались спаривающимися, а ярко окрашенные – нет.

Когнитивные аспекты социального обучения

Сложные формы социального обучения, такие как способность к подражанию, уже на заре развития экспериментальной зоопсихологии рассматривались как один из

критериев КОГНИТИВНЫХ способностей животных и вместе с тем как предмет острой дискуссии. Крылатая (но весьма спорная) фраза Торндайка (Thorndike, 1911) «обезьяны плохо обезьянничают» отозвалась спустя почти столетие цепочкой вопросов: обезьянничают ли низшие обезьяны (Visalberghi, Fragaszy, 1990) – обезьянничают ли крысы (Byrne, Tomasello, 1995) – обезьянничают ли антропоиды (Tomasello, 1996). Ответ на этот вопрос зависит от подхода к явлению имитации. По определению Келера, впервые описавшего «инсайт» у животных (Köhler, 1925), подражание

основано на способности животного уловить и осмыслить значение действий другого индивидуума. Торп (Thorpe, 1956) предложил более узкое определение, подчеркнув, что при истинном подражании имитируемый паттерн (модель поведения) должен быть таким, который в принципе отсутствует в репертуаре данного вида. Он полагал, что подражание требует от животного самосознания и понимания того, что особь, которой оно подражает, похожа на него самого.

При анализе социального обучения всегда возникает вопрос, имело ли место подражание, нельзя

ли объяснить поведение животных другим, более простым путем. Например, этологам известно, что в поведенческий репертуар многих видов входят генетически зафиксированные и достаточно сложные последовательности актов, для автоматического совершения которых требуется лишь действие определенного «релизера»— стимула, играющего роль «пускового крючка» (подробно см.: Зорина, Полетаева, Резникова, 1999). Такие релизеры могут быть усмотрены животным-наблюдателем в действиях демонстратора. Например, голубь, увидев другого клюющего голубя,

начинает автоматически повторять его движения. Эти действия могут быть ошибочно приняты за результат социального обучения.

В последние годы с появлением большого числа работ, посвященных подражанию у животных, возникла необходимость в инвентаризации имеющихся результатов и в разработке методов, позволяющих сравнивать подражательное поведение разных видов. Наиболее популярными в этом плане стали методы, получившие название «искусственный фрукт» и «два способа – один результат» (two-ways action/one outcome). Многие

исследования основаны на сочетании этих методов. Оба метода были впервые предложены Торндайком (Thorndike, 1911), хотя в большинстве современных работ соответствующие ссылки отсутствуют. Первый метод представляет собой вариант торндайковского проблемного ящика (задача животного состояла в том, чтобы выбраться из него) – с той, однако, разницей, что объекту предлагается извлечь из ящика пищевое вознаграждение, а не себя самого. «Фрукты» подбираются разной сложности – от простой коробочки с крышкой, до составных контейнеров с крышками,

укрепленными на шарнирах, снабженными замками разной степени сложности, так что вскрытие такого ящика требует сообразительности. При этом «фрукт» не похож на натуральный объект. Имитируется лишь сама по себе ситуация, когда доступ к ресурсу требует от животных более или менее сложного манипулирования объектом. «Фрукты» могут быть устроены так, что допускают два способа открывания, которыми экспериментаторы обучают две группы демонстраторов.

Наличие двух групп демонстраторов непосредственно связано со вторым методическим подходом («два способа – один результат»). В опытах Торндайка цыплята должны были решать задачу «проблемного ящика», выбираясь из него на волю. Наблюдая за тем, как это делают другие, они обучались быстрее. Затем цыплят-«операторов» разделили на две группы и обучили их двум разным способам решения этой задачи. Наблюдатели, которым были доступны оба способа, выбирали тот из них, который им ранее демонстрировали цыплята-операторы. Это и позволило прийти

к выводу об определяющей роли подражания в обучении. Тот же подход был позднее использован Даусоном и Фоссом при исследовании имитационных способностей попугайчиков *Melopsittacus undulatus* : одна группа птиц наблюдала за демонстратором, который удалял крышку с бутылки, поворачивая и толкая ее клювом, а другая – за тем, который отвертывал ее ногой (Dawson, Foss, 1965). Эта работа обычно цитируется как классическая в области экспериментального исследования социального обучения. Метод «два способа – один результат»

применяется довольно широко. В сочетании с применением «искусственного фрукта» он дает возможность сравнить разные виды по их способности имитировать действия разной сложности.

Приведем несколько примеров, в которых группы наблюдателей повторяли действия «своих» демонстраторов. Две группы голубей наблюдали за действиями демонстраторов, одни из которых нажимали на педаль ногой, а другие – клювом (Zentall, 1996). Две группы скворцов *Sturnus vulgaris* наблюдали – одна за демонстратором, который тянул клювом за петельку,

прикрепленную к наклейке, закрывающей отверстие в контейнере с пищей, а другая – затем, который проталкивал наклейку внутрь отверстия (Campbel et al., 1998). В опыте с мармозетками *Callithrix jacchus* одна группа открывала вращающуюся дверцу, ведущую в контейнер с приманкой, толкая ее от себя, а другая – противоположным движением, в соответствии с действием демонстратора (Bugnyar, Huber, 1997). В других экспериментах с тем же видом мармозеток одна самка – демонстратор доставала приманку, открывая «искусственный фрукт»

(коробку из-под фотопленки) зубами. Этот способ необычен для мармозеток, и такое поведение было результатом специфического прошлого опыта обезьянки. Второй демонстратор (самец) открывал коробку руками (Voelkl, Huber, 2000). Подобные опыты проводились также с воронами *Corvus corax* (Fritz, Kortschal, 1999), японскими перепелами *Coturnix japonica* (Akins, Zentall, 1996), с крысами (Byrn, Tomasello, 1995; Campbell, Heyes, 2002) и некоторыми другими видами.

Данные об имитационном обучении тем труднее интерпретировать, чем более

сложная задача предлагается животным. Так, в одном из экспериментов Вайтена (Whiten, 1998) четыре шимпанзе наблюдали за действиями человека-демонстратора, открывающего «искусственный фрукт»: прозрачную коробку с крышкой, запирающейся с помощью болтов и Т-образных задвижек. Двум обезьянам показывали способ открывания коробки, при котором сначала действовали с болтами, а затем с задвижками, а двум другим — способ, при котором последовательность действий была обратной; две обезьяны наблюдали как болты откручивают и

вытаскивают, а две другие – как та же задача решается без вытаскивания болтов, их оставляют торчать из крышки. При тестировании обе пары шимпанзе-наблюдателей использовали ту же последовательность действий, что и их демонстраторы, но они не копировали сами способы обращения с открывающейся крышкой. Автор пришел к выводу о том, что либо шимпанзе, проявляя общую способность к дистанционному научению, не могут точно копировать сложные действия, либо число животных, участвующих в опыте, слишком мало для того, чтобы

наблюдать процесс точной имитации.

Уместно вспомнить слова Келера (Köhler, 1925) о том, что шимпанзе все делают небрежно. Дети двух и трех лет в аналогичных экспериментах успешно копировали как последовательность движений, так и способы открывания коробки. Сходные с детьми способности проявляли только те особи шимпанзе, которые были воспитаны людьми с раннего возраста (Tomasello, 1996; Whiten, 1998). Мармозетки в экспериментах со сложными «фруктами» не справлялись с задачей, несмотря на

то, что контейнеры были, конечно, адаптированы к размерам обезьянок. Когда же им предлагали упрощенные варианты, действия с которыми шимпанзе усваивали менее, чем за минуту наблюдений, они тратили на эту задачу десятки минут (Custance et al., 1999).

Опыты на птицах приводят к легко интерпретируемым результатам, если им дается несложная задача и в экспериментах обеспечен должный контроль. Так, эксперименты на скворцах проводились с применением усовершенствованного контроля (Fawcett et al., 2002). В них

участвовали не две, а три группы демонстраторов и, соответственно, три группы наблюдателей. Скворцы открывали крышку контейнера с пищей, проталкивая ее внутрь (первая группа) или поднимая клювом вверх (вторая группа). Толкающих крышку скворцов можно было легко отличить по характерному широко разинутому клюву, которым они охватывали крышку. Третья группа ничего не делала для того, чтобы открыть контейнер, крышка двигалась автоматически, а птицам оставалось только поесть приманку. Наблюдая за этой группой, скворцы ничему не

научились и не смогли справиться с задачей. Первые две группы наблюдателей в точности копировали метод «своих» демонстраторов.

Сложную задачу, подобную той, которую решали шимпанзе Вайтена, австрийские экспериментаторы предложили попугаям кеа (Huber et al., 2001). Пять попугаев наблюдали за действиями двух тренированных конспецификов, которые открывали крышку ящика с приманкой двумя разными способами; пять птиц служили контрольной группой, они должны были справляться с задачей самостоятельно. Демонстраторов обучили разной последовательности

действий. Один из них должен был вытащить спицу, открутить болт против часовой стрелки с задней части крышки и вынуть его из кольца. Второго научили откручивать болт с передней части крышки по часовой стрелке, вытаскивать спицу и вынимать болт из кольца. Сравнивая последовательности поведенческих актов у разных групп, авторы приходят к выводу о том, что демонстрации, несомненно, способствовали достижению лучших результатов у птиц — наблюдателей по сравнению с контрольными. Они «постигали» возможности экспериментального аппарата,

действовали с нужными его составляющими и достигали успеха значительно быстрее, чем члены контрольной группы. Наблюдалась тенденция следовать тому сценарию, который им показывал демонстратор. Однако, как и в опытах Вайтена с шимпанзе, при решении задачи, требующей манипуляций в несколько шагов, попугаи не продемонстрировали «истинного подражания». Одно из вероятных объяснений заключается в том, что им показывали «слишком много и слишком быстро» для того, чтобы точно воспроизвести последовательность действий. Но,

возможно, они и не стремились к этому. Недаром кеа называют «шимпанзе среди птиц». Их динамичный и игровой стиль жизни не предусматривает внимательного и точного копирования действий лидера. Им достаточно общего представления о возможностях объекта манипуляции и о предоставляемых ресурсах, а затем каждый решает задачу своим способом.

Интерпретируя сравнительные данные, полученные на попугаях, шимпанзе и капуцинах, авторы считают наиболее вероятным и универсальным механизмом социального обучения эмуляцию.

В целом, исследование когнитивных аспектов социального обучения позволило прийти к выводу о том, что данная форма поведения свойственна не только антропоидам, как считалось ранее. Вместо принятой ранее концепции «все или ничего» по отношению к имитационному обучению, современные исследователи предлагают представлять имитационные способности разных видов в виде континуума: от привлечения внимания наблюдателей к объектам, соревновательного обучения (эмуляции) до простых форм имитации «в один ход»,

сложной имитации
последовательности действий и,
возможно, до транспонирования
иерархически организованных
поведенческих моделей.

Распространение инноваций в популяциях

В популяциях животных особи, принадлежащие к одной и той же демографической фракции (взрослые самки, взрослые самцы, подростки и т.п.) ведут себя, как правило, сходным образом. Животные обычно консервативны в своем поведении, в

том числе и в тех его проявлениях, которые основаны не на врожденных, а на выученных правилах. Ярким примером является описанный Лоренцем (1970) случай с водяными куторами, которые до конца жизни «перепрыгивали» камень, давно убраный с их пути. Особи, которые делают что-нибудь непривычным для остальных образом, привлекают внимание остальных, но это отнюдь не значит, что им будут с готовностью подражать. Необычное поведение сородича обычно наблюдают издали и держатся подальше. Однако если индивидуум достиг существенного успеха,

применив, скажем, необычный способ добывания пищи или защиты от опасности, он, возможно, будет повторять удачно найденную модель вновь. Таких животных Б.И. Хотин (1947) называл «изобретателями новых форм поведения». В последние годы в этологической литературе укоренились термины «инновации» и, соответственно, «новаторы». У новаторов могут найтись последователи, ставшие свидетелями того, что новая форма поведения не причиняет новатору вреда, а напротив, ведет к успеху. Здесь включается феномен социального облегчения.

Пронаблюдать естественное проявление и распространение инновации в естественных условиях можно лишь при большой удаче. Приматологи отмечают, что во многих ситуациях, когда в группировках животных наблюдали инновации, их появление можно было предсказать, исходя из резкого изменения условий среды: сокращения пищевой базы, вынужденных миграций животных и т.п. (McGrew, 1992). В меняющихся условиях проверяется на прочность широкий спектр адаптаций, в том числе поведенческих. Новые формы поведения, изобретенные

отдельными особями, могут оказаться более адекватными изменившимся условиям, чем видовые стереотипы, пригодные ранее.

В лабораторных условиях новаторов можно «изготовить» самим, из обычных индивидуумов, обучив их такой модели поведения, которая принесет им легко наблюдаемый успех в условиях эксперимента. Так, еще в 50-х годах, на мышах и крысах, обучавшихся в лабиринтах, была продемонстрирована реакция слежения за действиями конспецификов, приводящими к

успеху (Church, 1957). В одном из экспериментов последних лет группы обучали находить выход в перегородке, разделяющей узкую и широкую часть аквариума. Заранее тренированных особей помещали в группы «наивных» рыб, незнакомых с условиями эксперимента. Отверстий было два, одно помеченное красным, другое – синим цветом. При этом одних «новаторов поневоле» предварительно обучали покидать загородку через красное отверстие (другое было постоянно закрыто), а других – через синее. Когда обученных рыб внедряли в группы, открывали оба отверстия.

Большинство случаев выхода рыб из загородки совпадало с выбором отверстия тем «новатором», за успешными действиями которого они наблюдали. Рыб подстраивались под действия большинства, а большинство следовало за удачливым лидером. Поэтому хотя были открыты оба отверстия, все рыбы устремлялись лишь в одно из них (Brown, Laland, 2002). Эксперименты данного ряда помогают ответить на вопросы, касающиеся механизмов распространения новых сведений и навыков в группах животных. Однако такой подход не дает возможности понять, какие внешние и внутренние

причины заставляют ту или иную особь проявлять новаторское поведение.

Долгое время считалось, что особи в популяции эквипотенциальны в плане усвоения и передачи новой информации. Теоретические модели распространения инноваций в популяциях строились на основании кумулятивной модели, отражающей равномерный прирост количества особей, усваивающих новые сведения (Cavalli-Sforza, Feldman, 1981; Boyd, Richerson, 1985). Позднее стала развиваться концепция о преимуществах отдельных особей в

распространении и усвоении инноваций (Coussi-Korbel, Fragaszy, 1995).

Опыты с гуппи, в которых разным по составу группам предлагали решать лабиринтные задачи, выявили существенные различия в способностях у разных популяционных фракций: к новаторскому поведению более склонны самки, чем самцы, мелкие особи – чем крупные, голодные – чем сытые. Помимо групповых различий, были выявлены и индивидуальные: рыбы, которые проявляли тенденцию к новаторству при решении одних задач, при предъявлении

последующих также отличались по этому показателю от остальных (Reader, Laland, 2000).

Индивидуальные различия в склонности к новаторскому поведению были выявлены у цихлид *Steatocranus casuarius* (Budaev et. al., 1999), домовых мышей и серых крыс (Benus et al., 1987), больших синиц (Verbeek et al., 1994), домашних свиней (Hessing et al., 1994). У муравьев «разведчики», первыми решающие сложные задачи и привлекающие внимание фуражиров к новым объектам, отличаются по двигательной активности, поведенческому репертуару и имеют

более мелкие размеры (Резникова, Рябко, 1990; Резникова, Новгородова, 1998; Ryabko, Reznikova, 1996).

Для позвоночных отмечено, что более агрессивные особи склонны к консервативному поведению, в частности, они проводят меньше времени, исследуя новые предметы и реже реагируют на изменения в знакомой обстановке, чем особи с низким уровнем агрессивности. Исследование гормонального статуса животных показало, что реакция на новые стимулы у более агрессивных и, соответственно, менее склонных к новаторскому поведению особей

связана с минимальными изменениями в уровне глюкокортикоидов и, напротив, с существенными изменениями уровня андрогенов. У менее агрессивных особей-исследователей наблюдается обратная картина (Koolhaas et al., 1999).

Вопрос о возможной связи склонности к новаторству и лидерству с физиологическими особенностями был детально исследован на примере серых гусей (Pfeffer et al., 2002). Выяснилось, что к освоению нового склонны в большей степени самцы, а самки быстрее обучаются путем

подражания. У особей, проявляющих элементы новаторского поведения, уровень кортикостерона был выше, чем у птиц с консервативным поведением. Эти, пока немногочисленные данные, позволяют предположить наличие генетических и физиологических особенностей, которые определяют предрасположенность животных к роли новаторов. Значительные индивидуальные различия в проявлении новаторских способностей делают затруднительным сравнительный филогенетический анализ по этому признаку. Все же намечена

тенденция положительной связи между частотой проявления новаторского поведения и размерами передних долей мозга у разных видов птиц (Lefebvre et al., 1997).

Активное инструктирование как форма социального обучения

Активное инструктирование («учительство») является самой сложной формой сигнальной наследственности. Все описанные в научной литературе ситуации учительства у животных касаются

передачи навыков от старших животных к младшим, в подавляющем большинстве случаев – от родителей к детям (Caro, Hauser, 1992).

Можно предположить, что учительство играет различную роль в проявлениях двух разных форм социального обучения: 1) в совершенствовании видового стереотипа поведения и 2) в распространении инноваций в группировках животных.

Первая форма является сравнительно обычной. Чаще всего она встречается у хищников, шлифующих охотничьи навыки своих

потомков. В ситуациях совершенствования видового стереотипа за счет усилий старшего поколения ученичество как зеркало учительства является неотъемлемой частью онтогенеза у ряда видов животных.

Вторая форма, то есть учительство как инструмент распространения инноваций, напротив, крайне редко встречается у животных. В данной ситуации речь идет об уровне сложности поведенческих стереотипов «сверх необходимого». Как будет видно ниже, инновации могут распространяться в популяции и

значительно более простыми средствами, чем активное инструктирование, так что роль учительства в проявлении данной формы социального обучения невелика. Однако ситуации, в которых новаторы внедряют новый опыт путем учительства, чрезвычайно интересны в плане познания пределов когнитивных способностей животных.

Этологи описали различные элементы обучающего поведения прежде всего для хищников, от китов-косаток (Lopez, Lopez, 1985) и кошек разного размера (Ewer, 1969; Найденко, 1997) – до сурикат и

тушканчиков, побуждающих своих потомков охотиться на поврежденных родителями насекомых (Ewer, 1963; Фокин, 1978). Долгое время считалось, что уроки родителей необходимы для формирования охотничьего поведения хищника. В то же время известно, что у многих видов, обладающие сложным охотничьим поведением и длительным сроком жизни, индивидум может рассчитывать только на врожденные стереотипы и приобретение индивидуального опыта (Резникова, 2000а). Хорошим примером является исследование И. Эйбл-Эйбесфельдта

(Eibl-Eibesfeldt, 1970) на черных хорьках. Он показал, что эти хищники учатся обездвигивающему укусу в затылок самостоятельно, на основе проб и ошибок, нанося в первое время укусы беспорядочно, в разные части тела убегающей жертвы и часто упуская ее. Комплекс охотничьего поведения оттачивается в играх с другими членами выводка. Наследственная склонность к формированию определенных связей помогает быстрому «дозреванию» охотничьего поведения как хорьков, так и других видов куньих, среди которых подавляющее большинство видов быстро теряет контакты с

матерью и сибсами и совершенствуется самостоятельно.

Необходимо ли инструктирование со стороны родителей у тех видов, у которых оно есть? Не проявляется ли их учительство «вхолостую», без нужды, поскольку видотипические стереотипы могут сформироваться и без внешних воздействий?

Можно сразу предположить, что ответ на эти вопросы заключается в разнообразии видовых сценариев. Для одних видов инструктирование является необходимым элементом формирования поведения, для других – нет. Однако конкретно выявляемые

варианты и наполняют, поэтически выражаясь, пустые соты схемы рассуждений медом смысла. Для того чтобы прояснить причину необходимости инструктирования придется, вероятно, обращаться к эволюционной истории каждого исследуемого вида и к анализу изменчивости среды его обитания в историческое время его формирования. С уверенностью можно сказать лишь одно: необходимы специальные исследования в каждом конкретном случае для того, чтобы разграничить формы поведения, составляющие видовой стереотип.

Исследователи, которые ставили перед собой задачу адаптации детенышей диких животных к жизни в их естественной среде обитания, сталкивались с необходимостью развития и дополнительной шлифовки видотипических форм поведения (Адамсон, 1972; Пажетнов, 1990). Естественные взаимоотношения растущих хищников с матерями исследованы Кэйро на примере гепардов, в национальном парке Серенгети (Caro, 1994). Было выяснено, что результативность охотничьего поведения у молодых гепардов улучшается крайне медленно за 10

месяцев материнской школы. Поэтому, хотя поведение матери и выстраивается с точки зрения этолога в логический ряд «разумных» действий, «тупость» учеников заставляет с осторожностью подходить к выводу о том, что именно инструктирование делает молодых гепардов охотниками.

Сравнивая гипотезы о существенной и малозначимой роли материнского наставничества, автор приводит результаты экспериментов с домашними кошками в лаборатории (Caro, 1980). Одна группа котят имела возможность

контакта с матерями, приносящими им мышей, другая группа, хотя и воспитывалась со взрослыми кошками, не имела возможности наблюдать за их охотничьим поведением. Разброс в проявлении «инструктирующих» реакций у взрослых кошек был весьма существенным. В целом, уроки матери приводили к более раннему формированию эффективно работающего охотничьего стереотипа у котят, однако роль наследственно фиксированных стереотипов «перевешивала» роль учительства.

Элементы активного инструктирования описаны у хищных

птиц. Однако и здесь нелегко понять истинную роль учительства. Необходимость инструктирования всегда казалась очевидной, исходя из последовательности действий родителей (Тинберген, 1970; Meinertzhagen, 1954; Beebe, 1960, McElroy, 1964, Newton, 1979). Однако наблюдения за птенцами скопы, воспитанными в неволе без родителей, показали, что видотипический охотничий стереотип формируется у них и без участия взрослых птиц. Ранее считалось, что птенцы этого вида безоговорочно нуждаются в родительской опеке для

формирования сложного стереотипа охоты на рыб (Schaadt, Rymon, 1982).

Обобщая данные о развитии поведения хищников, в пользу учительства можно сказать, что связь между реакциями родителей и потомков приводит, по-видимому, к более раннему и более эффективному проявлению охотничьего поведения. Однако в свете данных последних лет роль учительства представляется более ограниченной, чем это считалось ранее. Его можно рассматривать лишь как один из факторов, формирующих видотипический сценарий у ряда видов.

Данных о роли «учительства» в распространении инноваций пока очень мало. Самый впечатляющий пример относится к максимально искусственной ситуации: шимпанзе Уошо обучала своего приемного сына Лулиса сигналам жестового языка (Fouts et al., 1982). В естественных условиях понадобилось 10 лет наблюдений за популяцией шимпанзе, известной своей «культурной традицией» разбивания орехов с помощью каменных «молота и наковальни» для того, чтобы уловить два случая учительства (Voesch, 1991). При взаимодействии матерей и детенышей были выделены

три способа передачи навыка. Первый из них – стимулирование – наблюдали в 387 случаях. Матери оставляли «молот» на наковальне вместе с ядрами ореха в тех случаях, когда детеныш приближался к наковальне. Такое поведение необычно для шимпанзе: как правило, они не рискуют оставлять свое орудие, которое могут в этом случае утащить сородичи. Второй способ – помощь – заключался в том, что мать передавала детенышу или молот (287 случаев) или расколотый орех (316 случаев). Наконец, активное инструктирование наблюдалось лишь дважды. В первой

ситуации шестилетний «мальчик» забирал у матери почти все орехи и отнимал у нее молот. Видимо, «решив» поскорее приучить его в самостоятельности, мать, наблюдая за его действиями, забирала у него молот, чистила его, и помещала орех на наковальне в более подходящую позицию, чем это делал сын, после чего возвращала ему оружие и следила, как сын добывает ядро и ест его. Во второй ситуации другая мать таким же образом помогала правильно сориентировать орех на наковальне своей пятилетней дочери.

Активное инструктирование было отмечено также у

кустарниковых соек *Aphelocoma coerulescens* (Midford et al., 2000). В полевых экспериментах исследователи обучили решению одной и той же задачи по одной особи в разных семейных группах и проследили за распространением навыка. Обучение происходило только в одном направлении: молодые птицы учились у старших. В трех случаях исследователи зафиксировали поведение, отвечающее критериям «активного инструктирования»: взрослая птица подкапывала орех и стояла рядом, «указывая» клювом на пищу и

дожидаясь пока птенец ее выкопает и съест.

Групповые традиции и элементы культуры как следствие социального обучения

Принято говорить о специфических для популяции поведенческих традициях в тех случаях, когда выполняются следующие условия (Nagell et al., 1993): 1) поведенческая модель не наследуется, а приобретается в ходе обучения; 2) проявление поведенческой модели наблюдается у

большого количества особей в локальной популяционной группировке; 3)она наблюдается у разных поколений; 4)она отсутствует в других популяциях того же вида.

Документированных примеров распространения и закрепления инноваций в сообществах животных немного, а тщательная проверка поведенческих механизмов, лежащих в основе распространения культурных традиций, еще и уменьшает число таких примеров.

Две ситуации вошли как классические во все учебники по поведению животных. В первом примере речь идет о британских

синицах, которые проклевывали крышки на доставляемых молочниками бутылках и пили сливки. Техника воровства быстро распространилась в популяции. Хайнд и Фишер (Fisher, Hind, 1949; Hind, Fisher, 1951), опубликовавшие эти наблюдения, впервые предложили термин *культурная преемственность* для описания феномена передачи культурных традиций. Второй пример связан с «субкультурой мытья овощей» у японских макак (Kawamura, 1963, Kawai, 1965).

Распространение инноваций в группировках животных может

приводить к появлению «субкультур» или «специализированных кланов». Японские макаки представляют собой одну из таких группировок (De Waal, 1999). Поведенческая специализация кланов описана и у птиц. Так, у черных ворон, обитающих на Камчатке, одни стаи питаются за счет подаяний на кладбищах, другие зорко следят за лыжниками зимой и за грибниками летом (Герасимов, 1990). Существуют кланы серых крыс, специализирующихся на ловле рыбы или лягушек, добывании рыбы из рыбацких сетей, собирании водных моллюсков, краже яиц птенцов из

гнезд (Мерзликин, 1986; Мешкова, Федорович, 1997). В группировках крыс, живущих на разных берегах пруда, техника охоты на лягушек различна. «Культурное наследование» техники обработки пищи, основанное на сочетании врожденных поведенческих склонностей и прямого подражания родителям описано для черных крыс, заселивших новые посадки хвойных деревьев в Израиле и питающихся семенами, которые они «сбрасывают», обрабатывая шишку в спиральном направлении. Эта ситуация вначале была выявлена в естественных условиях, а затем поведение

взрослых и юных крыс исследовали в лаборатории. Оказалось, что ни взрослые, ни молодые крысы, которые ранее не встречались с шишками, не могут научиться технике их обработке только путем наблюдения за сородичами. Этому обучаются только детеныши, взаимодействуя с «умелой» матерью. Некоторые молодые крысы могут достичь успеха, если им предоставить как возможность наблюдения за сородичами, владеющими данной техникой, и при этом снабдить шишкой, частично обработанной другой крысой (Zohar, Terkel, 1996).

Механизмы передачи навыков и распространения их в группировках животных требуют специального исследования в каждом документированном случае. Самым простым поведенческим механизмом является привлечение внимания к объекту. В наиболее сложных случаях можно, по-видимому, говорить об активном инструктировании. Между этими крайними вариантами есть много промежуточных, основанных на сочетании подражательного поведения, реализации врожденной программы и приобретении индивидуального опыта в процессе

имитации.

Дополнительные сведения о механизмах распространения инноваций в популяциях можно получить с помощью лабораторных экспериментов, воссоздающих природные ситуации. Так, Галеф (Galef, 1980), основываясь на наблюдениях за дикими серыми крысами, ныряющими в реку за моллюсками, моделировал аналогичную обстановку в лаборатории. Оказалось, что путем имитационного научения этот способ добывания пищи способны освоить только молодые крысы,

причем дикие обучаются быстрее лабораторных.

Распространение поведенческой модели в группировках свободно живущих животных еще не означает, что это произошло на основе имитации. Гипотеза о сигнальной наследственности в каждом наблюдаемом случае нуждается в проверке. Одной из альтернативных гипотез является самообучение, которое в некоторых случаях дополняется облегчением стимулирования, а также социальным облегчением. Это положение хорошо иллюстрируется экспериментальной ревизией

классической ситуации с синицами, открывающими бутылки. Она показала, что хотя именно этот случай почти полвека назад привел к внедрению термина «культурная преемственность», полученные в то время данные допускают и альтернативную трактовку. Воспроизведение ситуации в лабораторных экспериментах (Sherry, Galef, 1984, 1990) привело к выводу, что для внедрения данной формы поведения в популяцию имитация как таковая не является обязательной. Если птицы имеют возможность просто забирать пищу из контейнеров, открытых

сородичами, это приводит к такому же росту частоты продырявливания контейнеров клювами, что и наблюдения за поведением демонстраторов. В качестве механизма распространения этой поведенческой модели может выступать простой условный рефлекс. Если синица наткнулась на бутылку с уже расклеванной крышкой, она пробует сливки. Вид блестящей крышки из фольги служит условным раздражителем, а вкус сливок — безусловным. Если птица еще раз увидит блестящую крышку и удары клювом приведут ее к успеху, такая последовательность действий

закрепится в ее поведенческом репертуаре. В цитируемых экспериментах «наивные» синицы, воспитанные в изоляции, были равнодушны к блестящим крышкам. Однако если они видели другую наивную (и бездействующую) синицу в соседней клетке, уже одно это побуждало их клевать крышку и так получать доступ к сливкам! Этот простой опыт показал, что у синиц не только не было необходимости в адекватно действующем демонстраторе, но они не нуждались также и в уже проделанном предшественниками отверстии. Все, что требовалось наивной синице —

это присутствие другой особи своего вида, которая даже и не совершала клевательных движений. Феномен социального облегчения, предложенный авторами для объяснения этой ситуации, до сих пор не нашел должного объяснения в этологии. Предполагается, что присутствие конспецифика уменьшает страх перед новым объектом как таковым и облегчает переход к манипулированию с ним. Это неоднократно наблюдалось в лабораторных условиях у серых ворон (Зорина и др., 1986). В любом случае, пример с синицами, клюющими крышки бутылок,

подчеркивает необходимость проверки альтернативных гипотез при привлечении гипотезы о сигнальной наследственности.

Исследования последних лет, проведенные на приматах, показали, что у пространственно разделенных группировок животных можно наблюдать разные варианты последовательных действий, направленных на достижение определенной цели. Если речь идет об одной поведенческой модели, то нет необходимости привлекать понятие «культура» – достаточно таких определений как «поведенческие черты, специфичные

для группы «или «групповые традиции». Однако если сообщества одного вида различаются сразу по многим поведенческим моделям — например, шимпанзе по-разному раскалывают орехи, устраивают гнезда, добывают воду, выуживают муравьев и термитов, речь может идти о специфичных «культурах».

К такому выводу пришла группа приматологов, анализируя результаты многолетних наблюдений, проведенных в 7 разных местообитаниях Африки (McGrew, 1998, 2001; Whitten et al., 1999). Длительность наблюдений в сумме (по данным всех соавторов)

составила 151 год. Было выделено 39 устойчивых поведенческих моделей, которые различались в пространственно разделенных группировках. Важно отметить, что исследованные группировки относились к трем подвидам шимпанзе. Модели поведения в некоторых случаях различались между разными группировками одного подвида в большей степени, чем между разными подвидами. Это означает, что различия в поведении нельзя объяснить генетическим влиянием.

Вопрос о роли сигнальной наследственности в формировании

«культурных традиций» требует специальных исследований. Ценными являются редкие случаи многолетнего мониторинга «очагов культуры» животных с момента их возникновения. Так, в одной из популяций японских макак в 1979 г. было впервые зафиксировано применение камня для раскалывания орехов молодой самкой. Оказалось, что навыки распространяются от молодых особей к их матерям и товарищам по играм, а в следующем поколении — от матерей к детям. Спустя 20 лет техникой владело 80% популяции. Исследователи сравнили действия макак-неофитов и обезьян,

принадлежащих к географически удаленной, популяции, в которой обезьяны использовали камни с более ранних времен. Стереотипы поведения макак в двух популяциях оказались неразличимы. Это дало основания полагать, что двигательные комплексы, лежащие в основе орудийной деятельности, обладают явно выраженной видовой спецификой. Распространение же самого навыка в популяции происходит на культурной основе (Huffman, Nishie, 2001).

Наблюдая за дикими популяциями, исследователи имеют дело с непродолжительным

временным срезом, охватывающим в лучшем случае десятки лет. Все же на основании накопленных данных есть основания полагать, что инновации распространяются в популяциях медленно, так как в основе их внедрения лежат весьма косные механизмы. Даже шимпанзе не являются благодарными носителями культуры, несмотря на свою бешеную энергию и огромную любознательность, а может быть и благодаря этим свойствам. Они не только не повторяют в точности действия сородичей, но и свои собственные, даже удачно изготовленные орудия не

употребляют подолгу. Палку или камень, которые могут быть принесены к месту событий издалека, приматы способны использовать несколько раз в течение дня, но на завтра они ищут новые предметы. Об этом говорится во многих из процитированных работ. В частности, в опытах Фирсова (1977) с островной колонией шимпанзе обезьяны систематически изготавливали орудия для решения как естественных задач (добывание муравьев), так и искусственных, поставленных экспериментаторами. Они никогда не удерживали при себе

того предмета (орудия), который уже принес им известный успех.

Заключение

Обобщая множество данных, накопленных в области исследования социального обучения, можно сказать, что, по крайней мере, у некоторых видов, потенциальные возможности отдельных особей к улучшению своей жизни с помощью интеллектуальных достижений значительно превышают средний уровень реализуемого видотипического поведения. Однако путь внедрения инноваций в общий поведенческий репертуар локальных

популяционных группировок лежит через преодоление консерватизма подавляющего большинства. Если ворон, ставший героем басни Эзопа, и в самом деле бросал в кувшин камешки для того, чтобы поднять уровень воды и напиться, то ему не удалось оставить после себя достаточное количество подражателей. Дело не только в том, что для этого не хватило кувшинов (т.е. повторяющихся ситуаций), но и в том, что инновации распространяются в «вязкой» среде исполнителей видотипического репертуара.

Накоплено немало данных о том, как проявляются способности животных к усвоению чужого опыта. Представителей разных видов в этом плане роднит одно: они плохо учат и плохо учатся. Даже самые «умные» особи наиболее «интеллектуальных» видов, наблюдая за успешными действиями сородичей, как правило, не копируют их, а действуют в том же направлении, но своим путем. Эмуляция наблюдается несравненно чаще, чем имитация. Такая деятельность чаще всего не приносит успеха последователям и инновации «затухают», оставаясь частью поведенческого репертуара

изобретателя и умирая вместе с ним. Исключение составляют лишь шимпанзе, и при том лишь те особи, что были воспитаны в обществе людей. Только эти животные могут точно копировать поведение демонстратора. Человек, вероятно, является единственным видом, у которого есть врожденная склонность к точному копированию действий конспецификов.

Однако, пусть и с трудом, и не на основе точного копирования действий сородичей, но культурные традиции и поведенческие особенности, основанные на сигнальной наследственности, все

же распространяются и сохраняются в группировках животных. К настоящему времени этологи лишь накапливают данные о «локальных культурах» животных. Пока практически ничего не известно о том, насколько благоприобретенные инновации способствуют процветанию и росту численности популяционных группировок.

Увлекательная задача для будущих исследователей – выявление сочетания различных факторов, влияющих на становление новых культурных традиций в группировках разных видов. Сравнительный анализ вклада различных факторов –

внутренних (генетическая
предрасположенность, способность
к научению, физиологические
особенности, мотивации),
популяционных (таких как
демографическая структура,
генетическое разнообразие) и
средовых (количество и доступность
ресурсов, стабильность или
изменчивость среды обитания) – в
формирование популяционных
поведенческих особенностей,
поможет объяснить и в значительной
мере предсказать характер поведения
животных.

Список литературы

Адамсон Дж., 1972. Пятнистый сфинкс. М.: Мир. 215 с.

Баскин Л.М., Скогланд Е., 2001. Тревожность и бдительность у северных оленей: популяционные различия // Журн.общ. биол. 2001. Т.62. №1. С. 72–78.

Вагнер В., 1910–1913. Биологические основания сравнительной психологии. СПб; М.: Изд.-во Вольфа. Т. 1–2. 435 с.

Герасимов Н.Н., 1990. Черная ворона в природном и антропогенном ландшафтах Камчатки // Вопросы географии Камчатки. Т 10. С. 112–115.

Гольцман М.Е., 1983.

Социальный контроль поведения млекопитающих: ревизия концепции доминирования // Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ. Т. 12. С. 71–150.

Гудолл Дж., 1992. Шимпанзе в природе: Поведение. М.: Мир. 670 с.

Захаров А.А., 1991. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука. 277 с.

Зорина З.А., Дерягина М.А., Маркина Н.В., 1986. Структура и возрастные особенности манипуляционной активности серой вороны // Зоол. журн. Т. 65. №10. С. 1552–1559.

Зорина З.А., Полетаева И.И.,
Резникова Ж.И., 1999. Основы
этологии и генетики поведения. М.:
Изд-во МГУ. 383 с.

Иваницкий В.В., 1997. Воробьи
и родственные им группы
зерноядных птиц: Поведение,
экология, эволюция. М.: Изд-во КМК
Scientific Press. 147 с.

Котенкова Е.В., Мешкова Н.Н.,
Шутова М.И., 1989. О крысах и
мышях. М.: Наука. 250 с.

Кряжев В.Я., 1940.
Индивидуально-стадный метод
изучения условных рефлексов у
обезьян // Бюлл. exper. биол. и мед.
№10. С. 365–372.

Лобашев М.Е., 1961. Сигнальная наследственность // Исследования по генетике. Т. 1. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 3–11.

Лоренц К., 1970. Кольцо царя Соломона. М.: Знание. 195 с.

Мантейфель Б.П., 1970. Значение особенностей поведения животных в их экологии и эволюции // Биологические основы управления поведением рыб. М.: Наука. С. 12–36.

Мерзликин И.Р., 1986. Некоторые аспекты кормодобывающей деятельности серых крыс в природных биотопах // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. Т. 3. М.: Наука. Т. 3. С. 242–244.

Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю.,
1996. Ориентировочно-
исследовательская деятельность,
подражание и игра как
психологические механизмы
адаптации высших позвоночных к
урбанизированной среде. М.: Аргус.
225 с.

Найденко С.В., 1998.
Взаимоотношения особей внутри
семейных групп и возможные
причины распада выводков у рысей
(*Felis lynx*, Felidae, Carnivora) // Зоол.
журн. Т. 77. №11. С. 1317–1320.

Наумов Н.П., 1948. Экология
животных. М.: Высш. шк. 618 с.

Наумов Н.П., 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биол. Т. 34. №6. С. 808–817.

Осипова О.В., Сербенюк М.А., 1998. Межвидовая социальная система как одна из форм сосуществования полевок рода *Clethrionomis* // Поведение, коммуникация и экология млекопитающих. Сб. научн. работ / Под ред. Соколова В.Е., Рожнова В.В., Сербенюка М.А. М.: Наука. С. 32–65.

Пажетнов В.С., 1990. Бурый медведь. М.: Агропромиздат. 215 с.

Панов Е.Н., 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 423 с.

Промптов А.Н., 1940. Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц // ДАН СССР. Т. 27. №2. С. 240–244.

Резникова Ж.И., 1975. Неантагонистические отношения муравьев, занимающих сходные экологические ниши // Зоол. журн. Т. 54. №7. С. 1020–1031.

Резникова Ж.И., 1982. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск: Наука. 208 с.

Резникова Ж.И., 2000. Интеллект и язык. Животные и человек в

зеркале эксперимента . Ч. I. М.: Наука. 280 с.

Резникова Ж.И., 2000а. Между драконом и яростью. Этологические и эволюционные аспекты межвидовых отношений животных. Ч. II. М.: Научный Мир. 208 с.

Резникова Ж.И., Новгородова Т.А., 1998. Индивидуальное распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // Усп. совр. биол. Т. 118. №3. С.345–356.

Резникова Ж.И., Рябко Б.Я., 1990. Теоретико-информационный анализ «языка» муравьев // Журн. общ. биол. Т. 51. №5. С. 601–609.

Рожнов В.В., 1998. Репертуар социального и коммуникативного поведения черного хоря (*Mustela putorius* L.) // Поведение, коммуникация и экология млекопитающих. Сб. научн. работ / Под ред. Соколова В.Е., Рожнова В.В., Сербенюка М.А. М.: Наука. С.119–132.

Северцов А.Н., 1922. Эволюция и психика. М.: ОГИЗ. 54 с.

Смирин Ю.М., Шилова С.А., 1989. Некоторые черты социального поведения домовых (*Mus musculus*) и лесных (*Apodemus sylvaticus*) мышей при совместном обитании // Зоол. журн. Т. 68. №6. С. 99–110.

Соколов В.Е., Карасева Е.В., 1985. Серая крыса – жизненная форма грызуна-синантропа // Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности. М.: Наука. С. 6–17.

Тинберген Н., 1970. Осы, птицы, люди. М.: Мир. 334 с.

Фабри К.Э., 1976. Основы зоопсихологии. М.: Изд-во МГУ. 287 с.

Фабри К.Э., Филиппова Г.Г., 1982. К проблеме имитационного научения у животных // Вестн. МГУ. Сер. 14. №2. С. 55–61.

Фирсов Л.А., 1972. Память у антропоидов. Л.: Наука. 230 с.

Фирсов Л.А., 1977. Поведение антропоидов в природных условиях. Л.: Наука. 161 с.

Фокин И.М., 1978. Тушканчики. Л.: Изд-во ЛГУ. 182 с.

Хотин Б.И., 1947. К вопросу о генезисе подражания у животных // Тр. гос. ин-та по изучению мозга. Т. 15. М.: Медгиз. С. 35–44.

Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Наука. 260 с.

Щипанов Н.А., 2000. Некоторые аспекты популяционной устойчивости мелких

млекопитающих // Усп. соврем. биол.
Т. 120. №1. С. 73–87.

Akins C.K., Zentall T.R., 1996.
Imitative learning in male Japanese quail
(*Coturnix japonica*) using the two-
action method // J. Comp. Psychol. V.
110. N 3. P. 316–320.

Beebe F.L., 1960. The marine
falcons of the northwest Pacific Coast //
Condor. V. 62. P. 145–189.

Benus R.F., Koolhaas J.M., Van
Oortmerssen G.A., 1987. Individual
differences in behavioural reaction to a
changing environment in mice and rats //
Behaviour. V. 100. P. 105–122.

Boesch C., 1991. Teaching among
wild chimpanzees // Anim. Behav. V. 41.

P 530–532.

Boyd R., Richerson P.J., 1985. Culture and the Evolutionary Process. Chicago: Univ.of Chicago Press. 560 p.

Brown C., Laland K.N., 2002. Social learning of a novel avoidance task in the guppy: conformity and social release // Anim. Behav. V. 64. P. 41–47.

Budayev S.V., Zworykin D.D., Mochek A.D., 1999. Consistency of individual differences in behaviour of the lion-headed cichlid, *Steatocranus casuarius* // Behav. Proc. V. 48. P. 49–55.

Bugnyar T, Huber L., 1997. Push or pull: an experimental study on imitation

in marmosets // Anim. Behav. V. 54. P. 817–831.

Byrne, R.W., Tomasello M., 1995. Do rats ape? // Anim. Behav. V. 50. P. 1417–1420.

Caldwell C.A., Whitten A., 2002. Evolutionary perspectives on imitation: is a comparative psychology of social learning possible? // Animal Cognition. V. 4. N 5. P. 193–208.

Campbell F.M, Heyes C.M, Goldsmith A, 1998. A demonstration of simultaneous stimulus learning and response learning by observation in the European starling using a two-object/two-action method // Anim. Behav. V. 58. P. 151–158.

Campbell F.M, Heyes C.M., 2002. Rats smell: Odour-mediated local enhancement, in a vertical movement two-action test // *Anim. Behav.* V. 63. P. 1055–1063.

Caro T.M., 1980. Predatory behaviour in domestic cat mothers // *Behaviour.* V. 74. P. 128–147.

Caro T.M., 1994. Cheetahs of the Serengeti Plains: Group living in an asocial species. Chicago: Chicago Univ. Press. 320 p.

Caro T.M., Hauser M.D., 1992. Is there teaching in non-human animals? // *The Quarterly Review of Biology.* V. 67. P. 151–174.

Cavalli-Sforza L., Feldman M.V., 1981. Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach. Princeton, New Jercey: Princeton Univ. Press. 220 p.

Church R.M., 1957. The procedures for establishment of « imitative behaviour» // J. Comp. Psychol. V. 50. P. 315–322.

Coussi-Korbel S., Fragaszy D.M., 1995. On the relation between social dynamics and social learning // Anim. Behav. V. 50. P. 1441–1453.

Custance D.M, Whiten A., Fredman T., 1999. Social learning of artificial fruit processing in enculturated capuchin

monkeys // J. Comp. Psychol. V. 113. P. 13–23.

Darby C.L., Rioppel A.J., 1959. Observational learning in the rhesus monkey // J. Comp. Physiol. and Psychol. V. 52. N 1. P. 94–102.

Dawson B.V., Foss B.M., 1965. Observational learning in budgerigars // Anim. Behav. V. 13. P. 470–474.

De Waal F.B.M., 1999. Cultural Prymatology Comes on Ages // Nature. V. 399. P. 635–636.

Dugatkin L.A., 1996. Interface between culturally based preferences and genetic preferences: female mate choice in *Poecilia reticulata* // Proceedings of the National Academy of

Sciences of the U.S.A. V. 93. P. 2770–2773.

Eibl-Eibesfeldt I., 1970. Ethology. The Biology of Behaviour. N.Y.: Holt, Rinehart and Winston Press. 630 p.

Ewer R.F., 1963. The behaviour of the meerkat (*Suricata suricatta*) (Schreber) // Z. Tierpsychol. V. 20. P. 570–607.

Ewer R.F., 1969. The «instinct to teach» // Nature. V. 222. P. 698–672.

Fawsett T.W., Skinner A.M.J., Goldsmith A.R., 2002. A test of imitative learning in starlings using a two-action method with an enhanced ghost control // Anim. Behav. V. 64. P. 547–556.

Fisher J., Hinde R.A., 1949. The opening of milk bottles by birds // British Birds. V. 42. P. 347–357.

Fouts R.S., Hirsch A.D., Fouts D.H., 1982. Cultural transmission of a human language in a chimpanzee mother-infant relationship // Psychobiological Perspectives. Child Nurturance Series. V. 3. / Eds. Fitzgerald H.E., Mullins J.A., Gage P. N.Y.: Plenum. P. 159–193.

Fritz J., Kortschal K., 1999. Social learning in common ravens, *Corvus corax* // Anim. Behav. V. 57. P. 785–793.

Galef B.G., Jr., 1980. Division for food analysis of a possible case of

social learning in wild rat // Anim. Behav. V. 94. P. 416–425.

Galef, B.G., Jr., 1988. Imitation in animals: history, definition and interpretation of data from psychological laboratory // Comparative social learning. / Eds. Zentall T., Galef B.G., Jr., Hillsdale. New Jersey: Erlbaum . P. 3–28.

Galef B.G., Jr., 1992. The question of animal culture // Human Nature. N 3. P. 157–178.

Galef B.G., Jr., Giraldeau L.A., 2001. Social influence on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions // Anim. Behav. V. 61. P. 3–15.

Hessing M.J.C., Hagels A.M., Beek J.A.M., van, Wiepkema P.R., Schouten W.P.G., 1994. Individual behavioral and physiological strategies in pigs // *Physiol. Behav.* V. 55. P. 39–46.

Heyes C.M., 1994. Social learning in animals: categories and mechanisms // *Biol. Rev.* V. 69. P. 207–231.

Hinde R.A., Fisher J., 1951. Further observations on the opening of milk bottles by birds // *British Birds.* V. 44. P. 393–396.

Huber L., Rechberger S., Taborsky M., 2001. Social learning affects object exploration and manipulation on keas, *Nestor notabilis* // *Anim. Behav.* V. 62. P. 945–954.

Huffman M.A., Nishie H., 2001. Stone handling, a two decade old behavioural tradition in a Japanese monkey troop // *Advances in Ethology*. V. 36. P. 35–36.

Kawamura S., 1963. The process of sub – culture propagation among Japanese Macaques // *Primate Social Behaviour* / Ed. Southwick C.H. N.Y.: Van Nostrand. P. 82–90.

Kawai M., 1965. Newly-acquired Pre-Cultural Behavior of the Natural Troop of Japanese Monkeys on Koshima Islet // *Primates*. V. 6. N. 1. P. 1–30.

Köhler W., 1925. *The Mentality of Apes*. L.: Routledge and Kegan Paul. Reprint in N.Y.: Liverigh. 1976. 350 p.

Koolhaas J.M., Korte S.M., De Boer S.F., Van Der Vegt B.J., Van Reenen C.G., Hopster H., De Jong I.C., Ruis M.A.W., Blokhuis H.J., 1999. Copying styles in animals: current status in behaviour and stress – physiology // Neuroscience and Behavioural Reviews. V. 23. P. 925–935.

Krebs J.R., Davies N.B. (eds), 1978. Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach. Oxford : Blackwell Scientific Publications. 482 p.

Laland K.N., Plotkin H.C., 1992. Further experimental analysis of the social learning and transmission of

foraging information amongst Norway rats // Behav. Proc. V. 27. P. 53–64.

Lefebvre L., Whittle P., Lascaris E., Finkelstein A., 1997. Feeding innovation and forebrain size in birds // Anim. Behav. V. 53. P. 549–560.

Lopez G.C., Lopez D., 1985. Killer whales (*Orcinus orca*) of Patagonia, and their behavior of intentional stranding while hunting near shore // J. Mammal. V. 66. P. 181–183.

Mason R.J., 1988. Direct and observational learning by redwinged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*): the importance of complex visual stimuli // Social Learning: Psychological and Biological Perspectives / Eds. Zentall

T.R., Galef, B.G., Jr. Hillsdale. New Jersey: Lawrence Erlbaum . P. 99–115.

McElroy H., 1974. Desert Hawking. Tuscon: Cactus Press. 216 p.

McGrew W.C., 1992. Chimpanzee material culture: Implications for Human Evolution. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 277 p.

McGrew, W.C., 1998. Culture in non-human primates? // Ann. Rev. of Anthropology. V. 34. P. 97–115.

McGrew W.C., 2001. The Other Faunivory. Primate Insectivory and Early Human Diet // Meat Eating and Human Evolution./ Eds. Graig B., Stanford H., Bonn T. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 160–177.

Meinertzhagen R., 1954. The education of young ospreys // Ibid. V. 96. P. 153 – 155.

Midford P.E., Hailman J.P., Woolfeden G.E., 2000. Social learning of a novel foraging patch in families of free-living Florida scrub-jays // Anim. Behav. V. 59. P. 1199–1207.

Mineka S., Cook M., 1988. Social learning and the acquisition of snake fear in monkeys// Comparative social learning / Eds. Zentall T., Galef B.G., Jr.. Hillsdale, New Jersey: Erlbaum. P. 51–73.

Nagell K., Olguin R. S., Tomasello M., 1993. Process of Social Learning in the Tool Use of Chimpanzees (*Pan*

troglodytes) and Human Children (*Homo sapiens*) // J. of Comp. Psychol. V. 107. P. 174–186.

Newton I., 1979. Population Ecology of Raptors. Vermillion, South Dakota: Buteo Books. 399 p.

Noble J., Tuci E., Todd P.M., 1999. Social learning and information sharing: an evolutionary simulation model of foraging in Norway rats // Proceedings of the Fifth European Conference on Artificial Life (ECAL'99) / Eds. Floreano D., Mondada F., Nicoud, J.-D. Berlin: Springer Verlag. P. 514–523.

Oldfield-Box H., 1970. Comments of two preliminary studies of

«observation» learning in the rats // J. Comp. Psychol. V. 116. N 1. P.125–128.

Pfeffer K., Fritz J., Kotrschall K., 2002. Hormonal correlates of being an innovative greylag goose, *Anser anser* // Anim. Behav. V. 63. P. 687–695.

Previde E.P., Poli M.D., 1996. Social learning in the golden hamster // J. Comp. Psychol. V. 110. P. 203–208.

Reader S.M., Laland K.N., 2000. Diffusion of foraging innovation in the guppy // Anim. Behav. V. 60. P. 175–180.

Reznikova J., 1982. Interspecific communication between ants // Behaviour. V. 80. P. 84–95.

Reznikova Zh., 2001. Interspecific and intraspecific social learning in ants // Advances in Ethology. V. 36. Blackwell Sciences. P. 108–109.

Rozin P., Kalat J.W., 1971. Specific hungers and poisoning as poisoning as adaptive specializations of learning // Psychol. Review. V. 78. P. 459–486.

Ryabko B.Ya., Reznikova Zh.I., 1996. Using Shannon Entropy and Kolmogorov Complexity to study the communicative system and cognitive capacities in ants // Complexity. V. 2. N 2. P. 37–42.

Schaadt C.P., Rymon L.M., 1984. Innate fishing behavior of ospreys // Raptor Res. V. 16. P. 61–62.

Sherry D.F., Galef B.G., Jr., 1984. Cultural transmission without imitation: milk bottle opening by birds // Anim. Behav. V. 32. P. 937–938.

Sherry D.F., Galef B.G., Jr., 1990. Social learning without imitation: More about milk bottle opening by birds // Anim. Behav. V. 40. P. 987–989.

Sherwin C.M., Heyes C.M., Nicol C.J., 2002. Social learning influences the preference of domestic hens for novel food // Anim. Behav. V. 63. P. 933–942.

Spence, K.W., 1937. Experimental studies of learning and higher mental processes in infra-human primates //

Psychological Bulletin. V. 34. P. 806–850.

Suboski M.D., Bartashunas C., 1984. Mechanisms for social transmission of pecking preference to neonatal chicks // J. Exp. Psychol. V. 10. P. 182–194.

Thorndike E.L., 1911. Animal Intelligence. N.Y.: Macmillan. 560 p.

Thorpe W.H., 1956. Learning and Instinct in Animals. Cambridge: Harvard Univ. Press. 494 p.

Tomasello M., 1990. Cultural transmission in the tool use and communicatory signalling of chimpanzees? // «Language» and Intelligence in Monkeys and Apes / Ed.

Parker S.T., Gibson K.R. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 274–311.

Tomasello M., 1996. Do Apes Ape? // Social Learning in Animals: The Roots of Culture / Eds. Heyes C.M., Galef B.G., Jr. N.Y.: Academic Press, Inc.. P. 319–346.

Valsecchi P., Mainardi M., Mainardi D., 1989. On the role of the demonstrator of the solution of a problem in the house mouse // Ethology, Ecology and Evolution. V. 1. N 1. P. 213–216.

Verbeek M.E.M., Drent P.J., Wiepkema P.R., 1994. Consistent individual differences in early

exploratory behaviour of male great tits
// Anim. Behav. V. 48. P. 1113–1121.

Visalberghi E., Adessi E., 2000.
Seeing group members eating a familiar
food enhances the acceptance of novel
foods in capuchin monkeys // Anim.
Behav. V. 60. P. 69–76.

Visalberghi E., Frigaszy D., 1990.
Do monkeys ape? // «Language» and
intelligence in monkeys and apes / Eds.
Parker S.T., Gibson K.R. Cambridge:
Cambridge Univ. Press. P. 247–273.

Voelkl B., Huber L., 2000. True
imitation in marmosets // Anim. Behav.
V. 60. P. 195–202.

Whiten A., 1998. Imitation of the
sequential structure of actions by

chimpanzees (*Pan troglodytes*) // J. Comp. Psychol. V 112. P. 270–281.

Whitten A., Goodall J., McGrew W.C., Nishida T., Reynolds V., Suglyama Y., Tutin C.E., Wrangham R. W., Boesch C., 1999. Culture in chimpanzees // Nature. V. 399. P. 682–685.

Zajonc R.B., 1965. Social facilitation // Science. V. 149. P. 269–274.

Zentall T.R., 1996. An analysis of imitative learning in animals // Social learning in animals: the roots of culture / Eds. Heyes C.M., Galef B.G., Jr. San Diego: Academic Press. P. 221–243.

Zohar O., Terkel J., 1996. Social and environmental factors modulate the

learning of pine– cone stripping
techniques by black rats, *Rattus rattus*
// Anim. Behav. 1996. V. 51. P. 611–
618.